植物研究雑誌
J. Jpn. Bot.
72: 44–50 (1997)

人の営為の影響下での種分化

新石器時代以降にみられた植物の多様化

岩槻邦男

立教大学理学部生命理学コース　171　東京都豊島区西池袋3-34-1

Speciation in Man-Made Environments

Kunio Iwatsuki

Faculty of Science, Rikkyo University, 3-34-1 Nishi-ikebukuro, Toshima-ku, Tokyo, 171 JAPAN

(Received on May 7, 1996)

The increasing number of threatened species and the loss of biodiversity on earth are the most terrible crisis we are faced to at the moment. However, it is speculated here that there are species which must have diversified in the developed areas or under human influences. The fern species with agamosporous life cycle seem to be diversified, at least to some extent, in the man-made environments after the Neolithic Age. Origin and development of the agamosporous fern species are synthetically considered under a focus of the speciation under the influence of humans. Diversification in flora and fauna seems to be partly added in artificial environments probably through evolution in simple combination of mutations, although these agamosporous species are not quite natural and have strayed down blind allies of their evolutionary cources.

生物多様性の危機が問題とされている．人の営為の影響下で，生物多様性が減少し，滅失の危機にさらされているためである．21世紀を目前にして，生物多様性の持続的な利用が人類の更なる繁栄のためには至上の課題となっている．

40億年になんなんとする進化の歴史を経て，数千万とも，億を超えるともいわれる数に多様化した生物の種は，確かに今過去のどの大絶滅とも比べることのできない恐ろしい規模の速さの絶滅の危機に直面している．この問題についてはしかしながら多くの論説が提起されているところであるし，私自身も，現状について報告し，とるべき対応策についての提言を行った（岩槻1990，1994など）．絶滅の危機に瀕している植物種についての諸問題に対して，本論文では逆に，新石器時代（日本では弥生時代）以後に人間が開発した環境下で分化した種もあるのではないかという問題提起をし，その場合どのような進化の機構が働いたかを考察したい．

新石器時代に入って，人口の急増と人間生活の多様化によって急激に要求の高まった資源を安定的に確保するために，人類は農耕や牧畜などの産業を興した．新石器時代人が案出した農耕や牧畜は，遺伝子資源の持続的な利用法としては大変に優れたものであり，おかげで人類は今日に至る繁栄を謳歌し続けることが可能であった．しかし，原始的な狩猟・採取を業としてきた旧石器時代と違って，新石器時代には地球表面の自然は広大な面積にわたって大きな変貌を強いられ，極端な破壊活動を受けることとなった．農地や牧場は人為による大規模自然破壊のはしり

である．これは，しかしながら，植物にとってはそれまでの生活域に圧迫が加えられることであり，絶滅に追いやられた種も多かったものと想像される．一方，ある種の植物のうちには，新しく拡大された環境に急速に分布域を拡大するものもあったであろうし，別の植物には新しい環境を有効に活用すべく新しい型を創出するものもあったようである．

農地や牧場を開発する自然破壊は何をもたらしたか．いずれも，鬱閉されていた場所を明るくした点においては共通した部分がある．日本では，ほとんどの場合，深い森林が発達していたところを伐開して水田に変貌させたのだろう．もともと放置すれば森林が発達するほど地味は豊かであり，水利にも恵まれたところである．厚い林冠に妨げられて陽光が届かないために草本の生育にとっては好ましくなかった場所が，人の営為によって，陽地を好む草本にとってはまことに好ましい場所に変貌した．しかも，人が常に手を加えて森林の自然の回復を妨げ，ある種の植物達にとって好適な生育環境を維持してくれる．植物達がそれを傍観しているはずがない．

ヨーロッパアルプスやヒマラヤの美しいお花畑も同じような自然破壊の産物である．しかし，ここに今生育している植物をみる限り，ほとんどの種は嘗ておそらくはパッチ状に展開していたに違いない林冠の割れ目などに対応していたものが，人の営為による向陽の地の拡大に応じて急速に生育場所を拡大したものたちだろう．日本の弥生時代以後に自然を変貌させて創られた人里と呼ばれる環境においても，アルプスのお花畑の場合と同じように，もともと向陽の地に適応するように形成されていた種が，新しい環境の拡大に応じて分布域を拡げてきたという例が圧倒的に多いと推定される．これらの移住種については，本論文で詳細に言及することは控えておく．

一方，新しい環境に移住してきた既存の種とは違う行動をとった種が確かにあったらしい．これは，実証する証拠を得るのは難しい歴史的経過ではあるが，さまざまの状況証拠からの推定が可能である．このように新しい人為環境下で進化したと推定される植物種の例の1つが，人里などで繁栄している無融合生殖種ではないか．本論文では，無融合生殖種の少なくとも一部のものは，新石器時代以後の人為的な環境の創成に伴って分化し，繁栄している種であることを論証し，その種分化の意味を考察してみたい．

材　料

本論文では論証に用いる現象を日本のシダ植物が示すものを中心とする．もちろん，必要に応じて，生物一般，また地球上の各地にみられる現象に随時言及しながら論を進めることとしたい．日本産シダについては，和文で平凡社刊「日本の野生植物　シダ」(岩槻1992)，英文“Flora of Japan” Vol. 1（Iwatsuki and Kato 1995）に全種の記載があるのでそれらを参照しながら論述したい．

有性生殖を行わない無性的な生活環といえば，胞子形成を除けば単為生殖のみで生活環を回転させるものであるが，単為生殖のうちでも，無融合生殖と総称されるものをここでは主として考えていきたい．種子植物の場合には，無融合種子形成を行うものであるが，シダ植物では無融合胞子体形成の見られるもので，無配生殖（アポガミー）と無胞子生殖（アポスポリー）の組み合わせの見られる生活環を指す．有性生殖以外の繁殖法といえば，シダ植物にもコモチシダやウチワゴケなど無性芽をつけるもの，クサソテツやシラネワラビなど匍匐枝を延ばすもの，ヒノキシダやオリズルシダなど葉の先端が伸びて着地して中軸に芽をつけるもの，さらには根茎を長く延ばす多くの種など，さまざまな栄養分体もあり，単為生殖といえばこれらのすべてが含まれるが，ここでは最狭義の無配生殖・無胞子生殖に焦点を当てて論じることにしたい．

方　法

20世紀の自然科学は物理・化学的な手法によって現象を解析的・還元的に追究し，華々しい成果を上げてきた．多様性の生物学においても，多少出遅れていたきらいはあるものの，生物学の研究技術の飛躍的な発展を活用し，さまざまの現象の解析に実証的な成果を上げている．しかし，生物多様性の研究など，自然史科学の分野においてはことさらに，解析的・還元的研究だけで総てが解明し尽くさ

れるとは期待されず，解析して得られた個々のデータが，自然の体系に従って統合的に考察されることが不可欠である．本研究は無融合生殖種についての解析的・還元的に優れた成果を統合し，自然を理解するための総合的な考察を試みようとするものである．そのため，すでに公表されている研究成果を引用はするが，ここでオリジナルなデータを提供することはない．

状況証拠

本論文で論証しようとする人為環境下における特殊な種分化のような現象は，幾つもの状況証拠を収集し，それを論拠として論証する方法をとらなければならない．その結果，論証を確実にするために更なる状況証拠を探索する研究が必要となることもあり，現象を完全に理解するためには限りなく多くの状況証拠を必要とするものである．

1　日本のシダ植物に見られる無融合生殖種の高い割合

地球上にシダ植物は約1万種現生していることが知られている（岩槻1992）．このうち生活環の詳細が明らかにされているものは限られた範囲であるが，各地の地域植物誌の記録などをまとめると，既知の種の約10パーセントが無融合生殖種である（Lovis 1977）．日本のシダに限ってみると，すでにMitui（1975）が指摘しているように，地球的平均よりも高い数値である17パーセントの種が無融合生殖を行っていると記録されている．英文版‘Flora of Japan’を纏めるに当たって，高宮正之博士より日本のシダについて実際に細胞遺伝学的データが得られるものを集成した資料の提示をうけ，それを記載に引用したが，その結果を集計すると，日本産630種のシダ植物のうち実際に日本の材料で染色体数の確認されたものが453種，そのうち無融合生殖種であると確認されたものが72種ある．全体の16パーセントに達し，地球的平均よりも遙かに大きい数字である．

シダ植物のうちで，理由は明らかにされていないが，樹幹などに着生する種には無融合生殖型は見られない（たとえばLovis 1977，岩槻1992）．これまで植物誌などにまとめられている知見を総合すると，熱帯など，シダ植物が極端に多様に分化しているところでは着生種の割合が非常に高い．そこで，着生シダの割合を既刊の植物誌から算出すると，全世界の平均は約16パーセントとなり，日本のものでは12パーセントである（岩槻1992）．ヨーロッパには樹幹に着生するシダはなく（Tutin et al. 1993），北米でも数パーセントに達しないという数字は，両地域とも種数が小さいので統計的意味が小さい事も考えねばならない．その上で日本の数字を考察すると，地上生シダが多様に分化しているところでは無融合生殖種の割合が高いという推定も無理ではないといえる．

2　日本の無融合生殖型の起源は四川・雲南の有性生殖型か

ホウビシダの研究をしている村上哲明（1994など）によると，中国東部や日本に見られるホウビシダはすべて無融合生殖型であるが，四川省峨眉山には2倍体有性生殖型だけが繁茂している（私もこのことは自分の目で確かめた）．一連の研究で，ほかにも，タイワンホウビシダとウスバクジャクで，ほとんどのものは無融合生殖型であるが，中国四川省，雲南省のいくつかの場所では有性生殖型が生育していることが確かめられている．*rbcL*を指標とした分子系統学的解析の結果からは，それぞれの場合に独立に無融合生殖型が導かれたということを示唆し，ホウビシダ群では東亜だけでも少なくとも3回は無融合生殖型の形成が見られたことを示している．

この研究結果から，2つのことに留意しておきたい．1つは，峨眉山のように自然度が極めて高いところでは自然界における原型と考えられる2倍体有性生殖型が旺盛に生育しているが，人為の及んだところには無融合生殖型だけが生育可能である，という点である．もう1つは，無融合生殖型は現生の有性生殖型が分化してから，幾つかの種で並行的に生じた可能性が高いという点である．

3　無融合生殖種の出現の状況と生育場所

無融合生殖種が比較的まとまっている近縁種群を取り上げてみると，共通した現象に気がつく．いずれの場合も，無融合生殖種は人

為環境下に多く見られるのである．

a)　ベニシダ類　ベニシダの仲間は日本の人里や都市的なところにさえごくふつうにみられる種であり，日本庭園の要素としても欠くことはできない．ところで，ベニシダにごく近縁とされ，しばしば同一種にまとめられることさえあるものをベニシダ群と呼ぶことがあるが（例えば少し広義には，Hirabayashi 1974），この群のシダは分類のもっとも難しい種群の1つである．この群の日本産種で，ベニシダに最近縁とされるもののうち，ベニシダ，トウゴクシダ，オオベニシダの3種は本州，四国，九州などで低山地の林下から村落などにごくふつうに見られるが，いずれも3倍体無融合生殖種である．それに対して，やや珍しい種であるホコザキベニシダは九州南部から琉球に分布しており，ハチジョウベニシダは伊豆半島から伊豆諸島にだけ知られている種であるが，これらは2倍体有性生殖種である（Hirabayashi 1974，Mitui 1975）．

b)　イタチシダ類　同じ事がイタチシダの仲間についてもいえる．人間臭いところにふつうに見られ，同じ種に包括されることもあるナンカイイタチシダ，ヤマイタチシダ，ヒメイタチシダ，オオイタチシダはいずれも3倍体（ヤマイタチシダには2倍体も知られている）無融合生殖型であるのに対して，イタチシダの仲間で唯一深山の陰湿な森林中の湿った岩壁上などに生育するイワイタチシダだけが2倍体有性生殖種なのである．これもまた，種差の認識の極端に難しい群である．

c)　単羽状分岐のオシダ属　分類が難しいという点では上の2群に劣るものではない種群であるが，日本産種のうち，イワヘゴ，オオクジャクシダの普通種と，やや局地的なツツイイワヘゴ，ワカナシダ，キヨズミオオクジャクが無融合生殖型であることが明らかにされている．

d)　ヤブソテツ属　属として無融合生殖型の例に惹かれたりもするが，実際には，日本の種のうちホソバヤブソテツとミヤジマシダは2倍体有性生殖種であり，ヤブソテツ属としては少し違った姿の2種はヤブソテツ的でないことを示している．それに対して，メヤブソテツ，オニヤブソテツ，ヤブソテツ，ヒロハヤブソテツの各種は，含まれる変異型についても調べられている限り無融合生殖型である．ただ，オニヤブソテツには2倍体，3倍体の有性生殖型が知られており，ヒロハヤブソテツは雲南省のもので有性生殖型のあることが確かめられている．ヤブソテツ属の生活環については，光田（1986）の予備的観察があり，中国で記録されているもののうち，54種を検定したところ，24種が無融合生殖型，21種が有性生殖型で，9種については2つの型が混在していた．その後の観察結果などを含めて，無融合生殖が複数回起源で誘導されたと推定する傍証が得られている．

e)　ハチジョウシダの仲間　ハチジョウシダは形態的にも多型で，幾つかのサイトタイプも報告されており，種の構造が詳しく解析される必要があるが，有性生殖型と無融合生殖型が併存している．この仲間で無融合生殖種とされるのは，ニシノコハチジョウシダ（2倍体），ハチジョウシダモドキ（3倍体），ヤワラハチジョウシダ（2倍体），トゲハチジョウシダ（2倍体，3倍体）の各種である．

4　無融合生殖型の形成過程と維持機構

日本の無融合生殖型シダの生物学については，近年日本の研究者によってさまざまな面からの解析が行われ，いろいろな事が分かってきた．総説として，Murakami and Iwatsuki（1990）や村上（1994）などがある．

a)　ホウビシダ類　上記2項に紹介したように，ホウビシダの類では無融合生殖の起源について興味ある事実が明らかにされている．すなわち，新世界の種を含めて考えると，この類だけで無融合生殖型の形成が少なくとも4回は生じた事が示される．

また，無融合生殖型のホウビシダでは遺伝的多様性が乏しいことが示されたが，そのうちに見られる遺伝的変異型の形成には有性生殖型との戻し交雑があったことが明らかにされている（Watano and Iwatsuki 1988）．これは，無融合生殖型のホウビシダの前葉体（配偶体）に造精器がつくられ，精子を産出して有性生殖型の卵細胞と接合（受精）したものと推定されるが，実際に培養中のホウビシダの配偶体に造精器がつくられる例を鎧　禮子博士（私信）は観察している．自然界のホウビシダ配偶体には有性生殖器官はまずみつからな

い（Iwatsuki 1975）．

b）　オオバノイノモトソウ　オオバノイノモトソウは学名に*Pteris cretica*（種小名はエーゲ海のクレタ島による）が当てられていることからも分かるように，世界の熱帯から暖帯にかけて広く分布する多型種であると理解されている．シダ植物で無配生殖がはじめて研究された例でもある．日本のものだけについてみても，倍数体で2倍体，3倍体の2型が識別され，それらは形態的にも区別可能である．さらに，3倍体には，核型で容易に区別され，形態的にも識別可能な2型が認められた．しかも，それらの相互関係を追跡していくと，近縁の2倍体有性生殖種であるキドイノモトソウが多様化に関与していることが分かった．オオバノイノモトソウを2倍体，3倍体I型，3倍体II型と呼ぶことにすると，それぞれの型には（イソ酵素で指標される）遺伝的変異が認められるが，3倍体II型の4遺伝型の3型までが，2倍体で5型認められる遺伝型のうちの3型とキドイノモトソウとの交雑によって平行して形成されたものであることが示されたのである（Suzuki and Iwatsuki 1992）．

c）　コスギイタチノシダ　屋久島に固有のこのシダは，ミヤマイタチシダとナガバノイタチシダの雑種だと推定はされていたが，両者の間のどんな位置にある種か正確なことは究められていなかった．デディダルネディらは，2倍体有性生殖種であるミヤマイタチシダと，サイトタイプがいくつかあるナガバノイタチシダのうちの4倍体有性生殖型との間につくられた3倍体自然雑種が，何らかのきっかけで無融合生殖種になったのがコスギイタチシダであることを示した（D. Darnaedi et al. 1990など）．コスギイタチシダは（イソ酵素を指標とした解析では）遺伝的に極めて均一な種構成をもっているし，屋久島には少し違った遺伝子構成の不稔性の自然雑種が生えている．またコスギイタチシダはミヤマイタチシダの栄養繁殖の性質を受け継いでいて，不稔の自然雑種であっても増殖していくことはできるものである．表現形質に見られる状況証拠も加算して，コスギイタチシダが不稔の自然雑種から（簡単にいえば突然変異によって）無融合生殖型に変換したものであると推定することができる．

d）　不等分裂する無融合生殖種　オオイタチシダで観察された興味ある現象としては，3倍体から不等分裂によって2倍体の子孫が生じることが示された（Lin et al. 1994）．無融合生殖種は多くの場合3倍体であるが，これが2倍体に減数して2倍体有性生殖種と交配し，有性生殖種の遺伝的変異を取り込んで再び3倍体無融合生殖種に戻ることによって，種内に遺伝的変異を導入することができる．

考　察

背景――上に引用した日本のシダ植物の無融合生殖種に見られる諸相を根拠にして，以下のように論考したい．

生物界における種分化は，一定の割合で生じる遺伝子突然変異が有性生殖を通じて集団内に拡散・蓄積され，隔離や選択の機会を得て，やがて新しい型の創成に至るものがもっとも普遍的である．そのためには，平均的には，100万年単位の時間が必要であることが確かめられている（例えば伊藤1996）．それに対して，人の営為が自然に影響を及ぼし，「自然」という語に対する反語として「人為」「人工」という語を成立させるようになったのは，新石器時代以後で，僅かに2500年程度の期間のうちのことである．ここで，人為の影響下で種分化を行うには，100年単位の分化の機作を案出する必要がある．正常の種分化に比して1万倍の速さを獲得しなければ間に合わないのである．

遺伝子突然変異を蓄積して徐々に進行する種分化は100万年単位の時間を必要とし，新石器時代以後の急速な地球環境の変貌には追いつけるものではない．比較的短期間に進行する種分化としては，一回の突然変異が新しい型の創出につながる染色体突然変異による進化が植物には結構多いことが知られている．自然交雑と，倍数化などの染色体突然変異の組み合わせが，急激に変化して都合の良い環境が与えられた場合の種分化の手法として与えられている．交雑と倍数化を軸とする進化には網の目状進化とよばれる収斂的な種分化の例があり，限

られた数の母型から多様な種が導かれる．シダ植物の例としては，アパラチア山系のチャセンシダ属の古典的な研究（Wagner 1954）をはじめ，イノデ属（Vida and Reichstein 1975）などで実証的な研究が進んでいる．

草本性の植物の多く，とりわけ一年生や越年生の生活型を確立したものでは，胞子体の生活史のほとんどの期間を，有性生殖をして種子を産出するためのコストを稼ぐことに費やしている．有性生殖という優れて効果的な進化の方法を確立はしたものの，これはずいぶんコストのかかるもので，もし有性生殖を休止することができれば，植物はもう少し身軽に生き方を替えて新しい環境に適応していけるのかもしれない．

しかし，有性生殖を放棄すれば，せっかく40億年になんなんとする長い進化の歴史を経て学んできた100万年単位の時間をかける素晴らしい種分化の手段を失ってしまうことになる．地球の進化に合わせた種分化ができないのだから，その瞬間に進化の袋小路に迷い込むことになり，やがて来るべき絶滅を宿命づけられる事になる．それから逃れるためには，何らかの方法で集団内に遺伝的変異を獲得せねばならない．

人為環境下における無融合生殖種の種分化――状況証拠を並べてみたように，無融合生殖種の少なくともある部分は，新石器時代以降に人為の影響を受けた環境に適応して分化してきたものと推定できる．峨眉山には2倍体有性生殖型が旺盛に生育しており，それより東，日本へかけては無融合生殖型だけが生えているホウビシダ，有性生殖種は特定の場所に追いやられてしまい，人里やもっと都市化した場所には無融合生殖種だけが生えているベニシダやイタチシダの仲間など，それを裏付ける傍証となってくれることだろう．さらに，種子植物でも，ここで証拠となってくれる例が少なくない．日本で無融合生殖をする例に挙げられるものには人間臭いところに生育するものが圧倒的に多い．シャガやヒガンバナなど栄養分体で増殖するもののほかに，ヤブマオの仲間やヒヨドリバナの仲間などの無融合種子形成種が良い例である．ヨーロッパで無融合生殖型となったセイヨウタンポポは，日本へ進出しても人為的な環境を席巻してしまった．もともと向陽の地に生えるタンポポではあるが，東京でいえば，有性生殖型のカントウタンポポは，東京大学（小石川）植物園では木陰に追い込められてしまったし，横浜の私の住まいの近くでは，子供の国や寺家ふるさと村など僅かでも緑が保全されているところにはカントウタンポポがみられるものの，わが家の周辺など，宅地造成をしたところではセイヨウタンポポだけが我がもの顔で春を謳歌する．

ホウビシダの仲間の例のように，無融合生殖型は近縁種群内でも複数回起源で生じていると推定されるし，コスギイタチシダの例が示唆するように，何らかの契機で誘導されることも可能のようである．無融合生殖を支配する遺伝子は新石器時代になって獲得されたものではなくて，もっと長い進化の歴史を通じてつくられていたものに違いないが，この形質が取り込まれるためにはどうやら比較的簡単な機作が働くだけなのかも知れない．確証が得られたわけではないが，無融合生殖種の出現の状況は，その形成過程がそれほど複雑ではないことを伺わせる．

無融合生殖型が比較的簡単な機作によって誘導されるとすれば，100年とはいわず，もっと短い時間で種分化が達成されることも期待できる．しかも，高いコストを必要とする有性生殖を忘れることも可能である．植物にとって困るのは，それでは集団内に変異を蓄積することができないという点だけである．そこで，随時造精器を作って精子を産出し，有性生殖種と戻し交雑を行ったり，不等分裂によって3倍体無融合生殖型から2倍体無融合生殖型を形成し，有性生殖種との交雑を行ったりして，有性生殖集団の遺伝的多様性を無融合生殖集団（これは祖先形からの直系の子孫であり，クローンの寄せ集めのようなものである）に導入することをはかるのである．このような変異の導入に成功しない集団は，進化の袋小路に入り込んだことになり，長い進化の歴史からは落伍者となることを宿命づけられる．

以上の考察を纏めてみると，現在人為的な環境に比較的多くみられる無融合生殖種の少なくともある部分は，新石器時代に人類が地

球表面に農地や牧場などの新しい環境を創成してから後に，その環境に適応して分化してきた種であると推定できる．そうだとすれば，網の目状進化の場合と同様，100万年単位の正常の進化と比べると多少の無理がみられる種分化である．現在のところ多様性を維持しているように見えてはいるものの，環境の変化に対しては脆弱な面もあり，長い時間系列では進化の成功者といえるものではないのかもしれない．生物多様性の持続的な利用を考える上で，私たちの周辺に展開する自然の現状を正しく認識することは何よりも緊急の課題である．

引用文献

Darnaedi D., Kato M. and Iwatsuki K. 1990. Electrophoretic evidence for the origin of *Dryopteris yakusilvicola* Kurata (Dryopteridaceae). Bot. Mag. Tokyo **103**: 1 − 10.

Hirabayashi H. 1974. Cytogeographic Studies on *Dryopteris* of Japan. Hara Shobo, Tokyo.

伊藤元巳 1996. 島嶼における植物の種分化．岩槻邦男・馬渡峻輔（編），生物の種多様性 259 − 270. 裳華房，東京．

Iwatsuki K. 1975. Taxonomic Studies of Pteridophytes X. 13. *Asplenium* sect. Hymenasplenium. Acta Phytotax. Geobot. **27**: 39 − 55.

——and Kato M. 1995. Pteridophyta. *In*: K. Iwatsuki *et al.* (eds.), Flora of Japan, Volume **1**: 1 − 259. Kodansha, Tokyo.

岩槻邦男 1990. 日本絶滅危惧植物．海鳴社，東京．

——1992. 日本の野生植物 シダ．平凡社，東京．

——1994. 植物からの警告．NHK出版協会，東京．

Lin S.-J., Kato M. and Iwatsuki K. 1992. Diploid and triploid offspring of triploid agamosporous fern *Dryopteris pacifica*. Bot. Mag. Tokyo **105**: 443 − 452.

Lovis J. D. 1977. Evolutionary patterns and process in ferns. Adv. Bot. Res. **4**: 230 − 415.

光田重幸 1986. ヤブソテツ属の種の生殖様式．植物分類地理 **37**: 117 − 122.

Mitui K. 1975. Chromosome numbers of Japanese pteridophytes. Bull. Nippon Dent. Coll. Gen. Educ. **4**: 221 − 269.

村上哲明 1994. 分子分類学的視点から見たシダ植物における無配生殖の進化．蛋白質核酸酵素 **39**: 2736 − 2742.

Murakami N. and Iwatsuki K. 1990. Origin and genetic variation of agamosporous ferns. Pl. Sp. Biol. **5**: 177 − 182.

Suzuki T. and Iwatsuki K. 1990. Genetic variation in agamosporous fern *Pteris cretica* L. in Japan. Heredity **65**: 221 − 227.

Tutin T. G., Burges N. A., Chater A. O., Edmondson J. R., Heywood V. H., Moore D. M., Valentine D. H., Walters S. M. & Webb D. A. (eds.) 1993. Flora Europaea, 2nd ed., Volume 1. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Vida G. and Reichstein T. 1975. Taxonomic problems in the genus *Polystichum* caused by hybridization. *In*: S. Walters (ed.), European Flora and Taxonomic Studies. 126 − 135.

Wagner W. H., Jr. 1954. Reticulate evolution of Appalachian *Asplenium*. Evolution **8**: 103 − 118.

Watano Y. and Iwatsuki K. 1988. Genetic variation in the ‘Japanese Apogamous Form’ of the fern *Asplenium unilaterale* Lam. Bot. Mag. Tokyo **101**: 213 − 222.